

鳊消化系统器官发生的组织学

吴雪峰¹, 赵金良^{1,*}, 钱叶洲², 吴超²

(1. 农业部水产种质资源与养殖生态重点开放实验室, 上海水产大学 上海 200090;

2. 安徽省池州市特种水产研究所, 安徽 池州 247100)

摘要: 利用形态学观察和连续组织切片技术, 对出膜后 0—35 d 的鳊仔稚鱼消化系统胚后发育的组织学特征进行了系统研究。结果表明, 试验水温为 18.0—20.0℃时, 鳊初孵仔鱼消化道仅为一段位于脊索下方、卵黄囊上方的实心细胞索, 卵黄囊呈椭圆形, 含有油球。孵化后第 2 天, 口和肛门形成, 消化道贯通。孵化后第 4 天, 消化道上皮细胞出现分化, 肝脏和胰脏出现, 仔鱼开始由内源性营养向外源性营养转变。孵化后第 5 天, 仔鱼开口摄食, 消化道分化成口咽腔、食道、胃、前肠和后肠。孵化后第 9 天, 卵黄囊完全被吸收。此后随着鱼体的生长, 消化系统从结构和功能上逐步发育完善和成熟。孵化后第 7 天前肠中出现空泡, 孵化后第 8 天仔鱼后肠中发现有嗜曙红颗粒, 表明肠上皮细胞吸收了脂肪和蛋白质。在孵化后第 13 天, 出现胃腺, 标志着稚鱼期的开始。

关键词: 鳊; 消化系统; 器官发生; 组织学; 形态学

中图分类号: Q954.6 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853(2007)05-0511-08

Histological Study of the Digestive System Organogenesis for the Mandarin Fish, *Siniperca chuatsi*

WU Xue-feng¹, ZHAO Jin-liang^{1,*}, QIAN Ye-zhou², WU Chao²

(1. Key Laboratory of Aquatic Genetic Resources and Aquacultural Ecosystem Certificated by the Ministry of Agriculture, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China; 2. Institute of Special Aquaculture, Chizhou 247100, China)

Abstract: The development of the digestive tract and accessory glands in the Mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) larvae from hatching to 35 days after hatch (DAH) was morphologically and histologically examined using light microscopy. Hatched at the temperature varying from 18.0 to 20.0℃, the digestive tract of the newly hatched larva of the mandarin fish was a simple closed tube under the notochord and above the posterior segment of the oval yolk sac containing the oil globule. On 2 DAH, the mouth and the anus were opened, the digestive tract run through. On 4 DAH, the epithelium of the digestive tract was differentiated, the liver and pancreas appeared, and fish began to turn endogenous feeding to exogenous feeding. On 5 DAH, the larvae begun to ingest exogenous food, the digestive tract was differentiated into five portions: buccopharyngeal cavity, esophagus, stomach, anterior and posterior intestine. The yolk was gradually absorbed and disappeared on 9 DAH. During the following developmental period of the larvae, the structure and function of the digestive system became mature gradually. Infranuclear vacuoles occurred in the anterior intestine on 7 DAH and eosinophilic granulae occurred in the posterior intestine on 8 DAH, which indicates the start of lipid and protein absorption. Gastric glands were observed on 13 DAH, which indicates the passage through the juvenile period.

Key words: *Siniperca chuatsi*; Digestive system; Organogenesis; Histology; Morphology

消化系统的发育健全对于鱼类仔鱼的生存和生长至关重要 (Kjorsvik et al, 2004)。初次开口摄食时, 尽管一些仔鱼已经具备捕获食物的能力,

但消化系统仍需要经过一段时间的发育变化后, 其功能才能够健全 (Govoni et al, 1986; Segner et al, 1994)。大多数硬骨鱼类消化系统的发育可以分为

收稿日期: 2007-01-09; 接受日期: 2007-07-08

基金项目: 上海市重点学科建设项目 (Y1101); 上海水产大学水产养殖重点学科开放课题 (04SC11) 资助

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: jizhao@shfu.edu.cn

第一作者简介: 吴雪峰 (1982-), 男, 硕士研究生, 研究方向为水产动物遗传育种, E-mail: luckyfeng_82@yahoo.com.cn

三个阶段：第一阶段是卵黄阶段（内源性营养阶段），这一阶段的仔鱼主要是依靠卵黄囊和油球提供能量；第二阶段是后卵黄阶段（混合营养阶段），从开口摄食到胃腺形成之前，这一阶段仔鱼的消化系统缺乏足够的消化能力，主要是靠胞饮和细胞内消化和吸收来获取能量；第三阶段是外源性营养阶段，这一阶段胃腺已经形成，此时进入稚鱼期，其消化器官发育完全，基本具备成鱼消化器官构造与机能（Buddington, 1985）。尽管消化系统的发育模式大致上相同，但是不同鱼的发育阶段特征及持续时间因种类不同而异。了解鱼类消化系统的早期发育特征，有助于了解鱼类的消化生理和掌握养殖鱼类仔稚鱼开口饵料投喂的确切时间，是提高仔鱼培育成活率的关键。

鳊（*Siniperca chuatsi*）属鲈形目（Perciformes），为东亚特有种，主要分布于我国江河湖泊内，俄罗斯远东地区和朝鲜半岛亦有少量分布（Li, 1991）。鳊具有个体大、生长快、肉质鲜嫩、少刺的特点，享有“淡水石斑鱼”的美誉（Liu, 1989），自古以来一直是我国最重要的淡水名贵经济鱼类。鳊的食性十分奇特，自开食起终生以活鱼虾为食，且十分顽固，饵料因素成为鳊大规模养殖发展的主要限制因素。有关鳊消化系统早期发育与食性的一些研究主要侧重于形态学方面描述（Meng et al, 1987; Wu, 1987; Luo et al, 1992; Tang et al, 1993），对鳊成鱼消化道的组织学观察也有报道（Yang et al, 1993），但对其仔稚鱼阶段消化系统器官发生过程中的组织学变化特点尚未见报道。本文利用组织切片技术研究了鳊仔稚鱼消化系统发育过程中的组织学变化特征，进一步了解鳊消化系统的形成、分化及发育的基本特征，为其消化生理和摄食转变等研究提供基础资料。

1 材料与方法

试验用鱼于2006年4—5月取自安徽省池州市特种水产研究所。鳊受精卵在孵化环道自然孵化，孵化水温为18.0—20.0℃。本实验一共取样20次，时间分别为0、1、2、3、4、5、6、7、8、9、10、11、12、13、17、21、24、28、33、35DAH，每次取40尾仔稚鱼，其中20尾在解剖镜下观察其形态特征，并测量20尾仔稚鱼的全长，计算仔稚鱼的绝对生长率（ARG）和比生长率（SGR）（Hopkins, 1992）。计算公式分别为： $ARG = TL_f - TL_i / \Delta t$ ， $SGR = (\ln TL_f - \ln TL_i) / \Delta t$ ， TL_f 和 TL_i 分别为最终和初始全长， Δt 为时间间隔。

另20尾仔稚鱼用Bouin氏液固定，70%酒精清洗与保存，石蜡包埋，Leica RM 2016型切片机连续切片，采用纵切、横切和平切3种方式连续切片，切片厚度为5μm，H.E染色，中性树胶封片，在Olympus显微镜下观察并且拍照。

2 结果

2.1 仔稚鱼的生长及消化系统形态学特征

第1天刚孵化的仔鱼全长为 3.68 ± 0.12 mm ($n=20$)，孵化后第35天的稚鱼全长为 38.48 ± 0.34 mm ($n=20$)，这一阶段仔稚鱼的绝对生长率和比生长率分别为 0.99 mm/d， 6.71% /d。

刚孵化出的仔鱼全身透明，消化道是一段位于脊索下方、卵黄囊上方的实心细胞索，前端伸抵耳囊后方，后端沿卵黄囊后缘下弯形成肛突，尚处于未分化状态，口和肛门均未形成。卵黄囊呈椭圆形，油球位于卵黄囊的前端，在卵黄囊前部有黑色素分布。孵化后第1天仔鱼全长 4.14 ± 0.08 mm ($n=20$)，卵黄囊吸收开始变小。孵化后第2天仔鱼平均全长 4.28 ± 0.15 mm ($n=20$)，卵黄囊进一步缩小，口已初开，肠末端与外界相通，形成肛门。孵化后第4天仔鱼全长 4.68 ± 0.25 mm ($n=20$)，此时，肝脏和胰脏已经形成。孵化后第5天仔鱼全长为 4.86 ± 0.12 mm ($n=20$)，口裂完全，仔鱼开口摄食。孵化后第9天仔鱼全长 6.17 ± 0.21 mm ($n=20$)，卵黄囊被完全吸收，此时消化道明显可分为5个部分：口咽腔、食道、胃、前肠和后肠。孵化后第17天仔鱼全长为 14.82 ± 0.20 mm ($n=20$)，幽门盲囊出现，幽门盲囊的出现是鳊消化系统发育过程中最后的一个形态学变化特征，标志着鳊消化系统的发育已经完成。

2.2 口咽腔

鱼类的口腔和咽之间没有明显的分界，统称为口咽腔。刚孵化出的仔鱼，口咽腔还没有形成。孵化后第1天，仔鱼咽腔形成（图1）。孵化后第2天，仔鱼口裂形成，但没有开启能力，上颌比下颌长。口腔粘膜上皮细胞1—2层，上皮中无粘液细胞和味蕾，深层结缔组织不发达，肌层还未形成。孵化后第3天，口咽腔形成（图2）。孵化后第4天，口腔粘膜上皮细胞3—4层，其中可见少量味蕾，粘液细胞小且数量少。孵化后第5天，口腔底部形成舌（图3），

上下颌开始形成颌齿, 口腔粘膜上皮细胞中黏液细胞数量增多、稍大, 味蕾数目也增多。孵化后第8天, 下颌长度超过上颌, 横纹肌出现, 口腔由内而外由粘膜层、粘膜下层及肌层三层组成。孵化后第10天, 出现咽齿和鳃耙(图4), 此后口咽腔越来越大, 肌层越来越厚。

2.3 食道

孵化后第1天的仔鱼食道仍为实心, 细胞排列紧密, 无分化。孵化后第3天, 细胞群中间出现小腔隙, 表明食道开始贯通, 细胞个体小, 排列紧密。孵化后第4天, 粘膜上皮细胞1—3层细胞形状不规则, 细胞核圆形, 出现少量杯状细胞, 此时食道上皮并没有出现纵褶, 深层正在分化发育的结缔组织较疏松, 肌层不发达(图5)。孵化后第5天的仔鱼, 粘膜上皮中杯状细胞数量增加, 组织结构层次明显, 由腔面向深层依次为粘膜层、粘膜下层、肌肉层和浆膜, 粘膜层向食道腔突起形成纵行褶皱(图6)。孵化后第24天, 粘膜上皮中杯状细胞较多, 其数量和分布密度在食道的前部大于后部, 食道前段上皮中仍可见少量味蕾, 肌肉层已较发达, 其中以环行横纹肌为主, 纵行肌不发达, 粘膜皱褶进一步加深(图7)。

2.4 胃

初孵仔鱼仅见直管状消化道。孵化后第1天, 仔鱼的消化管前端膨大而形成胃的雏形, 为一排列紧密细胞团(图8)。孵化后第4天仔鱼的胃腔已较明显, 为球形腔, 胃壁只可见到粘膜层和外膜, 肌肉层不明显, 粘膜上皮细胞为单层矮柱状上皮细胞, 排列紧密, 粘膜层出现褶皱。从孵化后第6天开始, 胃腔拉长, 后部弯曲, 粘膜层褶皱增多(图9)。孵化后第11天, 可以将胃分成3个部分: 贲门部、胃体及幽门部, 胃壁由内向外依次由粘膜层、粘膜下层、环状肌层和浆膜组成, 胃粘膜上皮为单层高柱状细胞。在贲门部可以明显看到食道和胃上皮细胞的过渡, 食道的复层扁平上皮改变成缺乏杯状细胞和纹状缘的胃的单层立方上皮。胃体是胃的体积最大的部分, 胃壁的肌层明显。胃的后端为幽门部, 这部分相对较短, 连接层和肌层丰富, 与前肠交界处形成幽门扩约肌。孵化后第13天, 在粘膜上皮细胞下面出现简单的单管状胃腺(图10), 胃腺由一圈排列规则的腺细胞围成一个椭球形, 中间为一透明的管腔, 腺细胞为柱状, 细胞内充满着着色较深的酶颗粒, 核多为圆形。以后随着仔鱼的进一步生长, 胃的基本结构不变, 粘膜层厚度、肌层厚度、

胃腔直径、胃腺数量继续增加(图11、12)。

2.5 肠和幽门盲囊

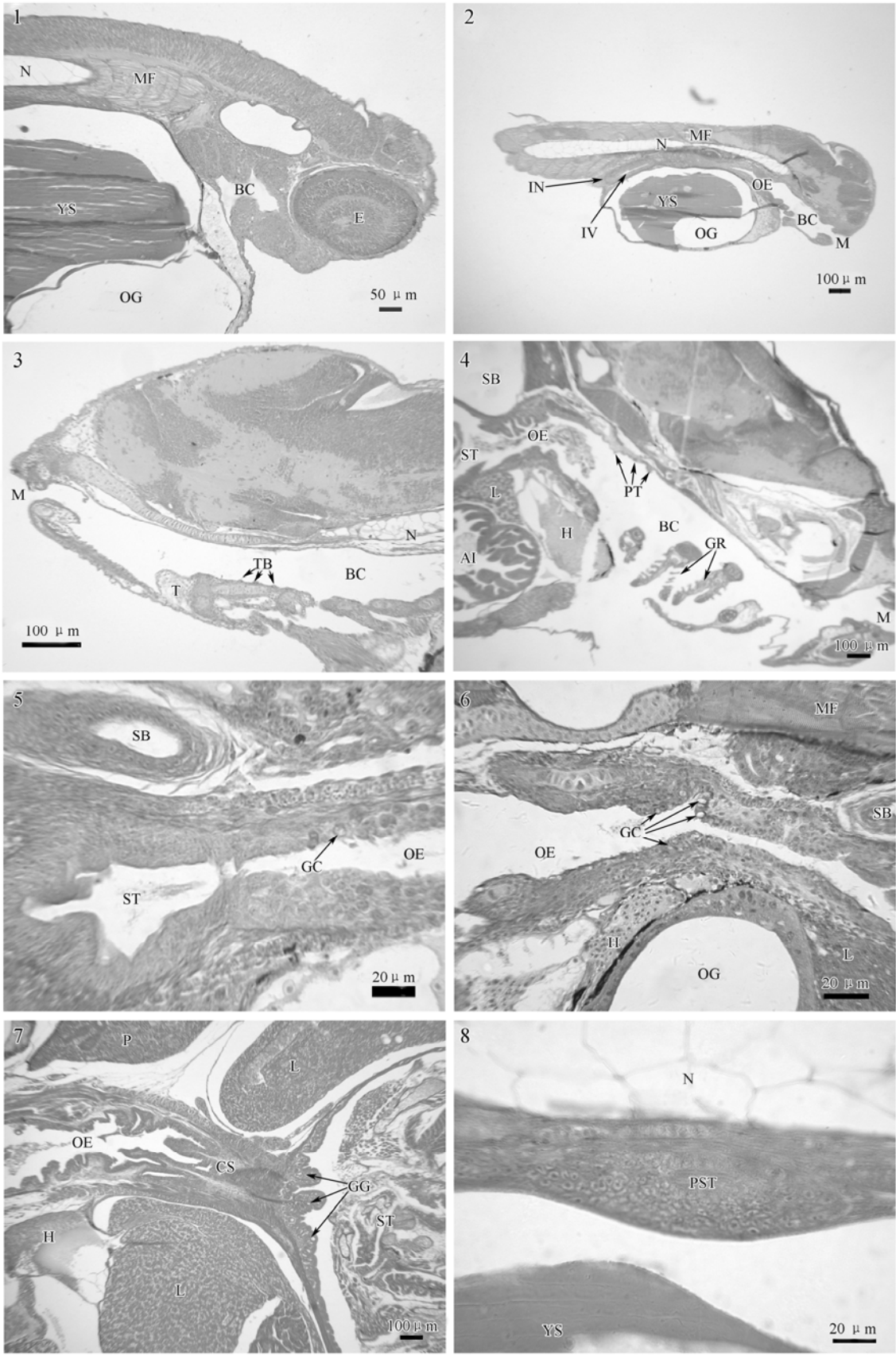
肠是消化道中最长的部分。孵化后第1天, 原始消化管的后端出现肠腔(图13)。孵化后第3天, 肠腔未见明显的褶皱, 肠腔的上皮细胞由单层柱状细胞组成, 细胞伸向肠腔的顶端具有微绒毛, 核为椭圆形, 位于上皮细胞基部。肠壁由粘膜层、薄的粘膜下层和浆膜组成。孵化后第4天, 肠道的后1/3处, 形成肠瓣, 将肠道分成前肠和后肠, 粘膜层出现褶皱(图14)。随着仔鱼的进一步生长, 褶皱越发丰富。后肠与前中肠最显著的差别在于最早出现吸收的消化产物, 即核上内容物, 孵化后第7天, 在前中肠发现细胞内容物(核下空泡)(图15)。在孵化后第8天, 后肠柱状上皮细胞的细胞顶部出现大量球形的嗜曙红颗粒, 这个明显的特征一直持续到孵化后第17天(图16)。孵化后第2天, 肠末端肛孔与外界相通, 形成肛门。此处粘膜层褶皱增加, 为复层上皮, 缺乏杯状细胞, 肌层较厚, 为横纹肌。肛门也是有粘膜层、粘膜下层和肌层组成, 固有膜不明显(图17)。

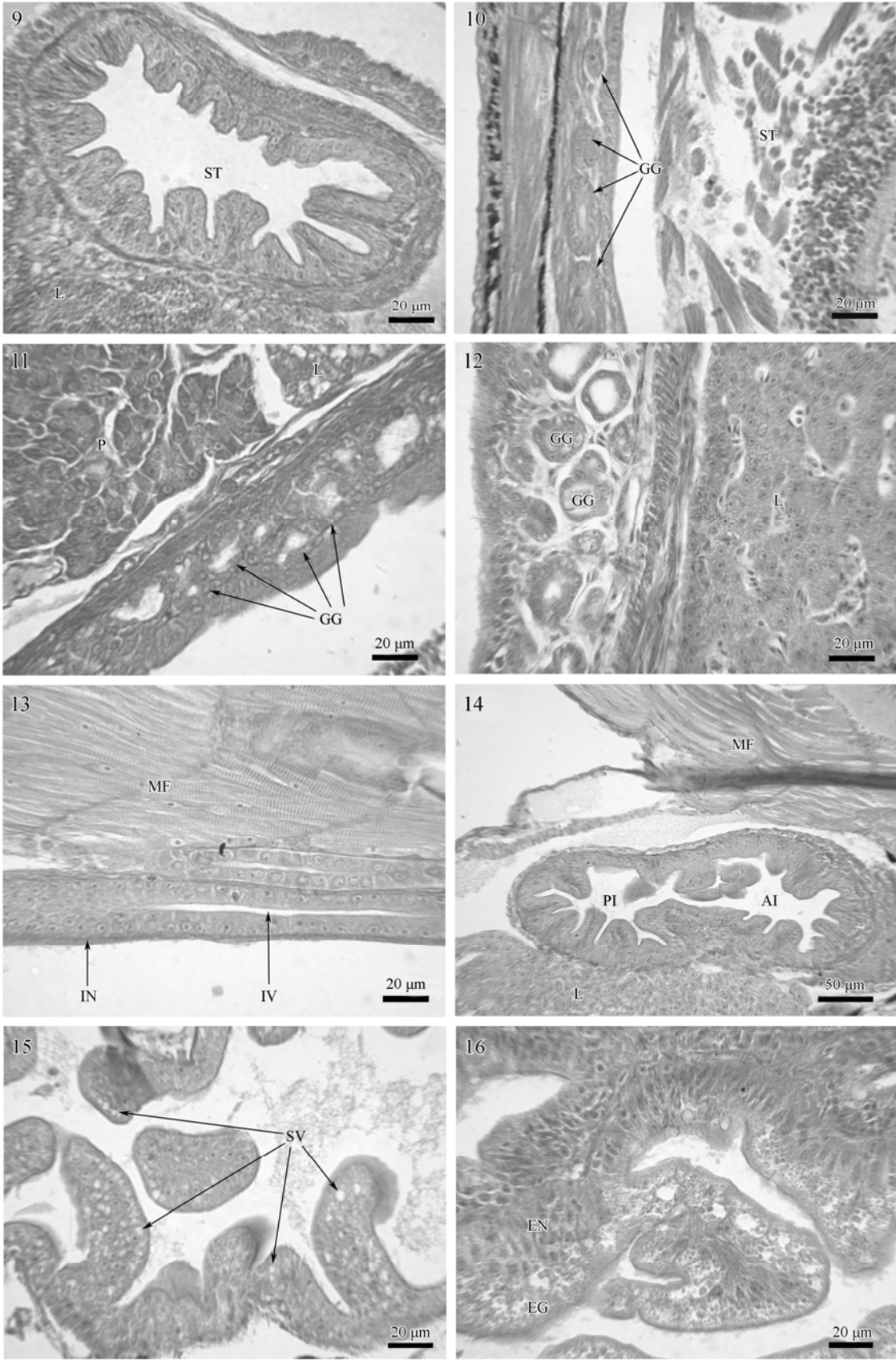
孵化后第17天, 在胃后端和小肠开始处出现幽门盲囊(图18), 幽门盲囊的结构类似与前肠, 同样是由粘膜层、粘膜下层、肌肉层和浆膜层构成。粘膜层上皮也是单层柱状上皮, 粘膜下层不是很明显, 肌肉层也是由内环肌与外纵肌组成。

2.6 肝脏与胰脏

刚孵化出来的仔鱼肝脏位于卵黄囊与正在发育的消化道之间。孵化后第4天, 肝细胞为多角形, 细胞质染色较浅, 核大而居中, 核仁清晰。孵化后第5天, 卵黄因吸收产生的空间大部分被肝细胞填充(图19)。在肝脏发育的初期, 肝细胞为均匀的胞质, 随着储存营养物质的增加, 肝细胞的空泡增加(图20)。

鳅仔鱼在孵化后第4天, 在肝脏的周围出现嗜碱性的胰腺细胞团。在孵化后第6天, 胰腺细胞聚集形成腺泡, 在腺泡中间出现明显的嗜酸性酶原颗粒(图21)。仔鱼的胰腺开始多处分布, 向胃、小肠的背面和腹面延伸。在消化道弯曲回转之后, 胰腺主要位于肠圈内。胰脏细胞长形或不规则形, 细胞核圆形, 核膜和细胞界限明显。随着仔鱼的生长, 胰脏不断增大, 可以看见散步在外分泌部中的胰岛, 还有胰管, 胰管开口于前肠的腹部, 由立方上皮组成。





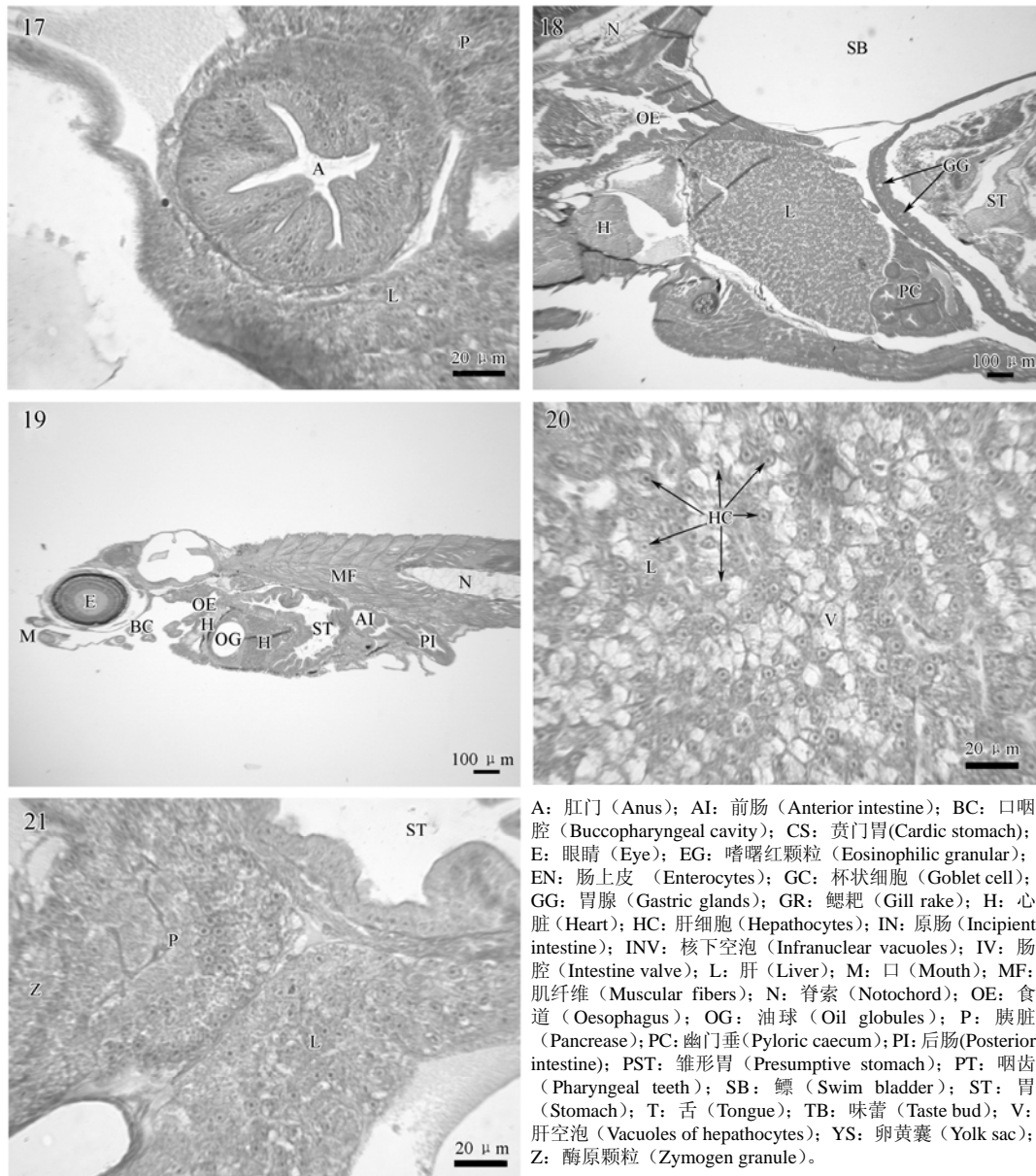


图 1—21 鳊仔稚鱼口咽腔、食道、胃、肠、肝脏和胰脏

Fig. 1-21 The buccopharyngeal cavity, oesophagus, stomach, intestine, liver and pancreas of *S. chuatsi* larvae

1. 孵化后第 1 天仔鱼纵切 (标尺为 50μm); 2. 孵化后第 3 天仔鱼纵切 (标尺为 100μm); 3. 孵化后第 5 天仔鱼口咽腔纵切 (标尺为 100μm);
4. 孵化后第 10 天仔鱼口咽腔纵切 (标尺为 100μm); 5. 孵化后第 4 天仔鱼纵切 (标尺为 20μm); 6. 孵化后第 5 天仔鱼食道纵切 (标尺为 20μm);
7. 孵化后第 24 天稚鱼平切 (标尺为 100μm); 8. 孵化后第 1 天仔鱼纵切 (标尺为 20μm); 9. 孵化后第 6 天仔鱼胃纵切 (标尺为 20μm); 10. 孵化后第 13 天仔鱼胃纵切 (标尺为 20μm); 11. 孵化后第 17 天仔鱼胃纵切 (标尺为 20μm); 12. 孵化后第 33 天仔鱼胃纵切 (标尺为 20μm); 13. 孵化后第 1 天仔鱼纵切 (标尺为 20μm); 14. 孵化后第 4 天仔鱼纵切 (标尺为 50μm); 15. 孵化后第 7 天仔鱼肠纵切 (标尺为 50μm); 16. 孵化后第 17 天仔鱼肠纵切 (标尺为 20μm); 17. 孵化后第 4 天仔鱼肛门纵切 (标尺为 50μm); 18. 孵化后第 17 天仔鱼纵切 (标尺为 50μm); 19. 孵化后第 5 天仔鱼纵切 (标尺为 100μm); 20. 孵化后第 21 天稚鱼肝纵切 (标尺为 20μm); 21. 孵化后第 6 天仔鱼纵切 (标尺为 20μm)。
1. Sagittal section of larva of 1 day after hatching (DAH) (bar=50μm); 2. Sagittal section of 3 DAH larva (bar=100μm); 3. Sagittal section of the buccopharyngeal cavity of 5 DAH (bar=100μm); 4. Sagittal section of the buccopharyngeal cavity of 10 DAH (bar=100μm); 5. Sagittal section of 4 DAH larva (bar=20 μm); 6. Sagittal section of the oesophagus of 5 DAH larva (bar=20μm); 7. Flat section of juvenile of 24 DAH (bar=100μm); 8. Sagittal section of larva of 1 DAH (bar=20μm); 9. Sagittal section of the stomach of 6 DAH larva (bar=20μm); 10. Sagittal section of the stomach of 13 DAH larva (bar=20μm); 11. Sagittal section of the stomach of 17 DAH larva (bar=20μm); 12. Sagittal section of the stomach of 33 DAH larva (bar=20μm); 13. Sagittal section of larva of 1 DAH (bar=20μm); 14. Sagittal section of 4 DAH larva (bar=50μm); 15. Sagittal section of the stomach of 7 DAH larva (bar=50μm); 16. Sagittal section of the stomach of 8 DAH larva (bar=20μm); 17. Sagittal section of the anus of 5 DAH larva (bar=50μm); 18. Sagittal section of the stomach of 17 DAH larva (bar=50μm); 19. Sagittal section of larva of 5 DAH (bar=100μm); 20. Sagittal section of the liver of 21 DAH larva (bar=20 μm); 21. Sagittal section of 6 DAH larva (bar=20μm)。

3 讨 论

3.1 鳊消化系统的早期发育

鳊消化系统的早期发育与一般浮性卵鱼类相似, 初孵仔鱼的消化系统尚未分化 (Zhu, 1986), 消化道为一段实心细胞索, 基本结构简单, 早期仔鱼对于卵黄的吸收只需要最基本的系统结构就能维持 (Farris, 1960)。为适应外源性营养方式, 仔鱼阶段消化系统迅速分化而向后期发育。结合鳊消化系统发育的形态学和组织学特征, 参照大多数硬骨鱼类消化系统发育的划分标准 (Buddington, 1985), 鳊消化系统的发育分成3个阶段:

第一阶段 (0—4 DAH): 消化系统开始发育, 但尚未分化。该期仔鱼消化器官较原始, 不具备摄食和消化能力, 仔鱼生长完全靠自身营养物 (卵黄和油球), 而不依赖于外界营养条件, 卵黄囊和油球因不断被消耗而越来越小。

第二阶段 (5—12 DAH): 仔鱼开始摄食, 卵黄囊在孵化后第9天完全消失。消化系统初步发育成型: (1) 具备了基本结构, 如口咽腔、食道、胃、前肠、后肠, 形成肝脏和胰脏等结构; (2) 具一定的摄食、储存、消化和吸收生理功能, 后肠上皮细胞在开口摄食后即可吸收蛋白质颗粒。该阶段鱼苗正经历由内源性营养向外源性营养的转变 (敏感期), 消化系统发育还不完善, 功能也不健全, 鱼苗生长相对比较缓慢, 及时提供适合的开口饵料是影响鳊鱼苗成活率至关重要的因素。

第三阶段 (13—35 DAH): 形成胃腺和幽门盲囊, 具备了成鱼的消化系统结构。胃腺的分化完善提供了初步的蛋白酶解, 进一步促进了消化机能。幽门盲囊是重要的辅助性消化器官, 它的出现大大增加了肠内吸收表面积, 加强了消化酶的分泌作用。

3.2 胃腺和幽门盲囊

胃腺的出现不仅标志着有功能的胃的形成 (Stroband et al, 1981), 而且也是区分仔鱼和稚鱼的一个重要的组织学标准 (Tanaka, 1971)。胃腺的形成提高了消化效率。然而, 胃腺的发育时间因鱼的种类而不同。在生长比较慢的鱼类中, 胃腺出现的时间较晚, 如黄尾黄盖鲮的胃腺大约在孵化后第36天出现 (Baglolle et al, 1997), 半滑舌鳎在孵化后第23天出现胃腺 (Chang et al, 2005); 在生

长较快的鱼类中, 胃腺出现的时间较早, 如斑带副鲈在孵化后第16天出现胃腺 (Pena et al, 2003)。本研究中, 鳊在孵化后第1天就出现胃的雏形, 但在孵化后第13天才观察到胃腺, 此后胃腺越来越丰富。由此, 我们初步认为鳊在孵化后第13天开始由仔鱼期进入稚鱼期, 属于快生长类型。

幽门盲囊的出现是仔鱼消化系统发育完全的重要形态标志 (Bisbal et al, 1995)。幽门盲囊不仅增加了消化和吸收面积, 并且在腹腔的有限空间里增强了肠的功能 (Buddington et al, 1987)。幽门盲囊的结构和前肠类似, 两者在消化上的功能也一样 (Cataldi et al, 1987)。Buddington & Diamond (1987) 认为幽门盲囊的功能是由食物颗粒从胃向幽门盲囊的传输过程中引发的, 本研究中鳊幽门盲囊的出现时间 (孵化后第17天) 比胃腺出现的时间 (孵化后第13天) 晚4天也证实了这一点。

3.3 嗜曙红颗粒、空泡和杯状细胞

仔鱼的肠道粘膜层细胞质中出现一些内容物 (如后肠的嗜曙红颗粒) 和空泡, 说明肠道上皮细胞可以进行胞饮和细胞内消化, 这是一些硬骨鱼类仔鱼前期消化的一般机制。而前中肠的空泡为吸收的脂肪滴, 后肠的嗜曙红颗粒则是通过胞饮吸收的蛋白质 (Watanabe, 1984; Iwai, 1968)。在硬骨鱼类的仔鱼期, 其消化酶系统发育不完全, 胞饮吸收可能成为消化蛋白质的一条替代途径。本研究中, 在孵化后第8天仔鱼后肠中发现嗜曙红颗粒, 但在胃腺出现以后, 其数量减少, 孵化后第17天以后, 后肠中不再发现嗜曙红颗粒。这说明胃腺已开始产生胃蛋白酶, 蛋白质的消化机制从胞饮作用和细胞内消化转变为细胞外消化。根据 Boulhic et al (1992) 利用 PAS 染色得到的结果, 肝脏中的空泡储存糖原。鳊仔鱼开口以后, 肝脏细胞中的空泡也不断增加, 这表明从食物中吸收的营养物质在肝脏中进行储藏。

食道的杯状细胞能够分泌黏液, 一方面起润滑作用有利于食物顺利通过食道 (Kapoor et al, 1975), 另一方面通过中和胃酸保护粘膜免遭降解 (Scocco et al, 1996)。本研究中, 杯状细胞最早在孵化后第4天的鳊仔鱼食道粘膜上皮中出现, 此后食道中杯状细胞的数量越来越多。食道、前肠、后肠和幽门盲囊中均发现杯状细胞, 其数量随着仔鱼的进一步生长而显著增加, 但在胃的粘膜层中未出现杯状细胞。

致谢: 本研究采样过程中得到安徽省池州市贵池区水产局的大力支持, 实验中也得到上海水产大学生命科学与技术学院张克俭教授的指导, 生物技

术中心实验室张敏老师协助拍照, 在此一并表示感谢!

参考文献:

- Baglolle CJ, Murray HM, Goff GP, Wright GM. 1997. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study[J]. *J Fish Biol*, **51**: 120-134.
- Bisbal GA, Bengtson DA. 1995. Development of the digestive tract in larval summer flounder[J]. *J Fish Biol*, **47**: 277-291.
- Boulhic M, Gabaudan J. 1992. Histology study of the organogenesis of the digestive system and swim bladder of the Dover sole, *Solea solea* (Linnaeus 1758) [J]. *Aquaculture*, **102**: 373-396.
- Buddington RK. 1985. Digestive secretions of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, during early development [J]. *J Fish Biol*, **26**: 715-723.
- Buddington RK, Diamond JM. 1987. Pyloric ceca of fish: a "new" absorptive organ[J]. *Am J Physiol*, **252**: 65-76.
- Cataldi E, Cataudella S, Monaco G, Rossi A, Tancioni L. 1987. A study of the histology and morphology of the digestive tract of the sea-bream, *Sparus aurata*[J]. *J Fish Biol*, **30**: 135-145.
- Chang Q, Chen SQ, Zhang XM, Liang MQ, Liu LC. 2005. Histological study of the organogenesis of the digestive system of the tonguefish, *Cynoglossus semilaevis*[J]. *J Fish China*, **29** (4): 447-453.[常青, 陈四清, 张秀梅, 梁萌青, 刘龙常. 2005. 半滑舌鳎消化系统器官发生的组织学. 水产学报, **29** (4): 447-453.]
- Farris DA. 1960. The effect of three different types of growth curves on estimates of larval fish survival [J]. *J Cons Perm Int Explor Mer*, **25**: 294-306.
- Govoni JJ, Boehlert GW, Watanabe Y. 1986. The physiology of digestion in fish larvae [J]. *Environ Biol Fishes*, **16**: 59-77.
- Hopkins KD. 1992. Reporting fish growth: a review of the basics [J]. *J World Aquac Soc*, **23** (2): 173-179.
- Iwai T. 1968. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-V. Fat absorption in the gut epithelium of goldfish larvae[J]. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, **34**: 973-978.
- Kapoor BG, Smith H, Verighina IA. 1975. The alimentary canal and digestion in teleosts[J]. *Adv Mar Biol*, **13**: 109-239.
- Kjorsvik E, Pittman K, Pavlov D. 2004. From Fertilization to the End of Metamorphosisfunctional Development [M]. In: Moksness E, Kjorsvik E, Olsen Y. Culture of Cold-Water Marine Fish. Blackwell Publishing, Carlton, Victoria, 204-278.
- Li SZ. 1991. Geographic distribution of the *Siniperca* fishes[J]. *Chn Zool*, **26** (4): 40-44.[李思忠. 1991. 鳊亚科鱼类地理分布的研究. 动物学杂志, **26** (4): 40-44.]
- Liu YL, Cui XQ. 1989. The research of *Siniperca chuatsi*[J]. *Reservoir Fisheries*, **4**: 49-52.[刘友亮, 崔希群. 1989. 鳊的研究. 水利渔业, **4**: 49-52.]
- Luo XC, Xu TX, Wu ZX, Huang ZH. 1992. Observation on development of embryo, larva and juvenile of Mandarinfish, *Siniperca chuatsi*[J]. *Fish Sci Technol Inform*, **19** (6): 165-168.[罗仙池, 徐田祥, 吴振兴, 黄志华. 1992. 鳊鱼的胚胎, 仔稚鱼发育观察. 水产科技情报, **19** (6): 165-168.]
- Meng QW, Su JX, Li WD. 1987. Comparative Anatomy of Fishes[M]. Beijing: Science Press, 182.[孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 1987. 鱼类比较解剖. 北京: 科学出版社, 182.]
- Pena R, Dumas S, Villalejo-Fuerte M, Ortiz-Galindo JL. 2003. Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae[J]. *Aquaculture*, **219**: 633-644.
- Scocco P, Ceccarelli P, Menghi G. 1996. Glycohistochemistry of the *Tilapia* spp. stomach[J]. *J Fish Biol*, **49**: 584-593.
- Segner H, Storch V, Reinecke M, Kloas W, Hanke W. 1994. The development of functional digestive and metabolic organs in turbot, *Scophthalmus maximus*[J]. *Mar Biol*, **119**: 471-486.
- Stroband HWJ, Kroon AG. 1981. The development of the stomach in *Clarias lazera* and the intestinal absorption of protein macromolecules[J]. *Cell Tissue Res*, **215**: 397-415.
- Tanaka M. 1971. Studies on the structure and function of the digestive system in teleost larvae: III. Development of the digestive system during postlarval stage[J]. *Jpn J Ichthyol*, **18**: 164-174.
- Tang YP, Fan EY. 1993. A study of the development of digestive organs and feeding habit of *Siniperca chuatsi*(Basilewsky)[J]. *Acta Hydro Sinica*, **17** (4): 329-336.[唐宇平, 樊恩源. 1993. 鳊鱼消化器官的发育和食性的研究. 水生生物学报, **17** (4): 329-336.]
- Watanabe Y. 1984. Morphological and functional changes in rectal epithelium cells of pond smelt during postembryonic development[J]. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, **50**: 805-814.
- Wu ZL. 1987. The development of the digestive organs and the observation of the ingesting habit of *Siniperca chuatsi* larvae[J]. *Reservoir Fisheries*, **3**: 39-43.[吴遵霖. 1987. 鳊仔鱼消化器官发育与摄食习性观察. 水利渔业, **3**: 39-43.]
- Yang XP, Zou H, Zhao AP. 1993. A preliminary study on the histology of digestive tract for the *Siniperca chuatsi*(Basilewsky) [J]. *J Huazhong Agri Univ*, **12** (1): 58-63.[杨秀平, 邹海, 赵爱平. 1993. 鳊鱼消化道组织学的初步研究. 华中农业大学学报, **12** (1): 58-63.]
- Zhu CD. 1986. Aspects on the first-feeding stage and foods of fish larvae[J]. *Acta Hydro Sinica*, **10** (1): 86-95.[朱成德. 1986. 仔鱼的开口摄食期及其饵料综述. 水生生物学报, **10** (1): 86-95.]